

Tous ces Rongeurs sont connus depuis l'Oligocène inférieur d'Amérique du Sud ; ils ont subi une radiation adaptative importante. A l'intérieur des grands groupes, il existe des formes très spécialisées et on ne connaît actuellement pas de synapomorphies permettant de prouver que les Caviomorphes constituent un groupe monophylétique.

2) L'infra ordre des *Phiomorpha* Lavocat 1967 comprend les *Thryonomyoidea* (groupe exclusivement africain, caractérisé par la rétention de la DP 4/4, avec les genres *Thryonomys* et *Petromus*) ;

Les *Bathyrgoidea*, aussi africains, possédant un foramen infra orbitaire secondairement réduit et dérivant des *Thryonomyoidea* (Lavocat 1973) ;

Enfin, les *Hystricoidea*, de répartition géographique plus vaste : ce sont les Porcs-épics d'Afrique et d'Asie. Ils possèdent quatre autapomorphies : un fort développement des sinus frontaux, des dents à 5 loches présentant des bourgeons d'émail multiples, et la présence d'épines sur le corps.

Il n'existe actuellement aucun caractère apomorphe partagé permettant de faire des *Hystricoidea* le groupe frère soit des *Thryonomyoidea*, soit des *Caviomorpha* ou d'un groupe de *Caviomorpha*. Il y a donc trois hypothèses possibles :

- 1) Les *Caviomorpha* sont le groupe frère de l'ensemble « *Thryonomyoidea* + *Hystricoidea* ».
- 2) Les *Thryonomyoidea* sont le groupe frère de l'ensemble « *Hystricoidea* + *Caviomorpha* ».
- 3) Les *Hystricoidea* sont le groupe frère de l'ensemble « *Thryonomyoidea* + *Caviomorpha* ».

Ni la biologie de la reproduction, ni la phylogénie moléculaire, ni la paléontologie ou la paléobiogéographie n'apportent actuellement de renseignements suffisants en faveur de l'un ou de l'autre de ces modèles.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BUGGE, J. (1974). — The Cephalic Arteries of Hystricomorph Rodents. Symp. Zool. Soc. Lond. N° 34, pp. 61-78.
- LAVOCAT, R. (1973). — Les Rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'École Pratique des Hautes Études. Numéro 1.
- LAVOCAT, R. (1974). — What is an Hystricomorph? The biology of Hystricomorph Rodents. Symposia of the Zoological Society of London. Number 34, Academic Press, London, pp. 7-20.
- LUCKETT, W. P. (1976). — Ontogeny of Amniote foetal membranes and their applications to phylogeny. In : Major patterns in Vertebrate Evolution. Ed. Hecht and Goody. Nato advanced study institutes series. Serie A : Life Sciences Plenum Press, New York, pp. 439-516.
- WOOD, A. E. (1974). — The Evolution of the Old World and New World Hystricomorphs. In : The biology of Hystricomorph Rodents Symposia of the Zoological Society of London. Number 34, Academic Press, London, pp. 21-60.
- WOOD, A. E. (1980). — Problems of Classification as applied to Rodentia. Paleovertebrata, Montpellier, Mém. Jubil. R. Lavocat, pp. 263-272.

#### IV. — RELATIONS PHYLÉTIQUES CHEZ LES OISEAUX

PAR

C. ERARD

La Phylogénie des oiseaux demeure mal connue en dépit des efforts des systématiciens anatomistes et biochimistes et de ceux des biogéographes. En réalité l'intérêt pour les parentés entre les

diverses catégories supérieures d'oiseaux (familles et ordres) était resté faible et stationnaire depuis la fin du siècle dernier. Actuellement, avec l'apparition de nouvelles techniques (notamment biochimiques) et la mise en œuvre de nouvelles méthodes (analyses phénétiques et, surtout, cladistiques), un regain d'intérêt pour la phylogénie des oiseaux se développe parallèlement aux progrès considérables des Sciences de la Terre. Force est cependant de reconnaître les difficultés de la macrosystématique. Le faible nombre de fossiles, particulièrement au Crétacé, est bien gênant. La colonisation de l'espace aérien a entraîné de grandes dispersions et l'installation dans une extrême variété d'habitats, d'où une grande diversification dans les modalités d'adaptation mais avec, en revanche, des contraintes imposées par le vol. Beaucoup des caractères reconnus taxonomiquement signifiants lorsqu'on reste au niveau de l'analyse des catégories inférieures, tombent dès que l'on passe aux supérieures. De plus, mis à part les problèmes de pondération et d'élimination des redondances, il est souvent fort difficile, lors d'analyses phylogénétiques, de déterminer si tel caractère est ou non primitif.

Nous ne présentons donc ci-dessous qu'un résumé des résultats obtenus dans la recherche des affinités ordinales chez les oiseaux. Il ne faut pas perdre de vue qu'il ne s'agit là que de présomptions. Les propositions énoncées ne doivent aucunement être tenues pour définitives mais, au contraire, servir d'hypothèses de départ à des recherches ultérieures où évidemment, la parasitologie aurait son mot à dire.

#### SPHÉNISCIFORMES

A la suite de Fürbringer (1888), Gadow (1893) et Pycraft (1898), il paraît bien admis actuellement que les plus proches parents des Manchots soient les Procellariiformes. Il ne s'agit toutefois que d'un consensus, non d'un fait prouvé. D'autres parentés, plus lointaines, ont été avancées : avec les Gaviiformes (Plongeurs) et les Podicipédiformes (Grèbes), avec les Pélicaniformes et même avec les Aptérygiformes. Les rapprochements avec les Alcidae ne reposaient que sur des convergences

#### PALAEOGNATHIFORMES

La plus récente analyse phylogénétique (Cracraft 1974) regroupe dans un seul ordre les Ratites et les Tinamous. Jusqu'alors, on érigeait ces derniers en un ordre particulier, les Tinamiformes, que certains, comme Mayr et Amadon (1951), Wetmore (1960) ou Bock (1963), suivant Pycraft (1900), rapprochaient des Ratites mais que d'autres, suivant Seebohm (1888), apparentaient aux Galliformes (Berlioz 1950, Sibley et Frelin 1972, ces derniers d'après des électrophorèses des protéines du blanc d'œuf). Des divergences se manifestent également lorsqu'on ne prend en compte que les seuls Ratites que certains considèrent monophylétiques, contrairement à d'autres. Si beaucoup d'auteurs admettent que les Kiwis sont certes à part des autres (ordre Aptérygiformes ou, pour Cracraft, infra-ordre Apterhyges) mais quand même étroitement apparentés, les analyses biochimiques de Sibley et Ahlquist (1972) et de Sibley et Frelin (1972) suggèrent de séparer les Kiwis des grands Ratites (réunis en Struthioniformes) et envisagent comme possible une parenté, certes éloignée, avec les Tinamous. Il paraît maintenant admis que les Casoars (*Casuaris*) et les Émeus (*Dromiceus*) sont plus proches entre eux que des Nandous (*Rhea*, *Pterocnemia*) et des Autruches (*Struthio*). Il reste cependant à préciser les relations de l'ensemble Casoars-Émeus par rapport aux autres et à déterminer si les Autruches et les Nandous sont suffisamment proches pour ne représenter que des sous-familles, comme le préconise Cracraft. Mentionnons aussi que Gysels (1970), à la suite d'électrophorèses et de réactions d'immuno-diffusion des protéines du cristallin, conclut que *Rhea* est plus proche de *Casuaris*, lequel est encore plus proche des Galliformes.

Quelques études portent sur les parasites. Ainsi Harrison (1916), d'après les Mallophages, suggère un stock ancestral commun aux Autruches et aux Nandous, peut-être aussi aux Émeus, mais il rapproche les Kiwis des Râles. Plus récemment, il apparaît que *Rhea* et *Struthio* sont parasités par des Mallophages du même genre (*Struthiolipeurus*), qui leur est propre, par deux Acariens et par le

même Cestode que l'on ne trouve pas chez les autres oiseaux (Rotschild et Clay 1952). Selon Clay (1950, 1957), les Mallophages des Tinamous ressembleraient à ceux des Gallinacés. Cependant, chez les Mallophages, des convergences morphologiques seraient à craindre, notamment chez les Ratites, en raison de l'uniformité de la structure des plumes chez ces oiseaux et, de plus, il semble admis qu'ils puissent passer d'une famille avienne à une autre au cours de leur évolution (von Keler 1957).

#### GAVIIFORMES ET PODICIPÉDIFORMES

De nombreux caractères anatomiques communs aux Plongeurs (Gaviidae) et aux Grèbes (Podicipedidae) ont fait que pendant longtemps ils ont été réunis en un seul ordre et rapprochés des Alcidae, Spheniscidae, Heliornithidae, Pélécaniformes et Procellariiformes. Cependant, les travaux anatomiques de Stolpe (1932, 1935) qui concluaient que ces deux groupes d'oiseaux ne sont pas plus apparentés l'un à l'autre que chacun d'eux ne l'est de quelque autre groupe d'oiseaux aquatiques, eurent une grande influence sur les études systématiques ultérieures. Storer (1956) rapproche les Gaviiformes du grand complexe des Charadriiformes. Dans ses études des Grèbes (1963, 1967, 1969) il montre que ceux-ci peuvent être divisés en trois groupes : *Podiceps* + *Aechmophorus*, *Rollandia* et *Tachybaptus*, mais ne fournit pas d'indications sur leurs relations phylogénétiques. Verheyen (1959) rapproche les Grèbes des Grébifoulques (Heliornithidae) et considère que les Plongeurs s'inscrivent dans les Alciformes à côté des Alcidae et des Pelecanoïdidae. Plus tard (1961), il conserve son opinion à l'égard des Plongeurs mais élève au rang d'ordre les Grèbes qu'il tient pour alliés aux Ralliformes (Rallidae et Heliornithidae) et aux Jacaniformes (Jacanidae, Eurypygidae, Rhynochetidae, Mesitornithidae). Signalons toutefois que Verheyen s'appuie sur de très nombreux caractères auxquels il donne le même poids et dont il n'évite pas les redondances. Les électrophorèses pratiquées par Sibley (1960) et Sibley et Ahlquist (1972) sur les protéines du blanc d'œuf ne permettent aucune conclusion sur l'identité des plus proches parents des Grèbes mais suggèrent que ceux des Plongeurs seraient des Charadriiformes, plus particulièrement Laridae et Alcidae.

#### PROCELLARIIFORMES

Les Pétrels-plongeurs (Pelecanoïdidae), qui rappellent beaucoup les Mergules, ont souvent été rattachés à la famille de ces derniers, les Alcidae. Il est maintenant admis que cette similitude est le fait d'une convergence, non pas d'une parenté. On peut toutefois signaler que si beaucoup d'auteurs rapprochent les Procellariiformes des Sphénisciformes, il en est d'autres qui concluent à une filiation avec les Laridae ou avec les Alcidae, sans d'ailleurs forcément admettre une parenté entre ces deux familles. Ils ont aussi été rapprochés des Gaviiformes et des Podicipédiformes, tandis que des parentés plus lointaines ont été envisagées avec les Ansériformes, les Pélécaniformes et même les Ciconiiformes.

Les Mallophages (Timmermann 1965) ont confirmé que les *Pelecanoides* étaient bien des Procellariiformes et suggéré que ces derniers seraient plus apparentés au complexe des Charadriiformes (particulièrement les Lari) ainsi qu'aux Phaethons et Fregates (Pelecaniformes). En revanche, ils n'étaient pas les rapprochements avec les Sphénisciformes, pas plus d'ailleurs que les Cestodes (Baer 1954, 1955 et 1957) dont certaines formes sont certes communes aux Pétrels et aux Manchots, mais se retrouvent aussi chez les Baleines.

Les analyses biochimiques (Sibley et Ahlquist 1972) concluent au monophylétisme des Procellariiformes, y compris les *Pelecanoides*, mais ne permettent aucune spéculation sur les relations intra-ordinales. D'étroites parentés sont suggérées avec les Sphénisciformes et peut-être aussi avec les Charadriiformes, les *Gavia*, *Fregata*, *Phaethon* et *Pelecanus*.

## PÉLÉCANIFORMES

Beaucoup de systématiciens ont séparé les Frégates (*Fregatae*) et les Phaëtons (*Phaethontes*) des Péléciformes. Il a été proposé que *Fregata* serait proche des Falconiformes (Garrod 1873, 1874; et Sharpe 1891), des Procellariiformes (Shufeldt 1888, 1894, 1902; Simonetta 1963) et des Charadriiformes (Verheyen 1960, 1961). De même, il a été avancé de rechercher les parentés de *Phaethon* parmi les Charadriiformes, notamment les Lari (Shufeldt, Chandler 1916, Mathews et Iredale 1921, Verheyen 1960-61) et les Ciconiiformes (Garrod 1873, 1874).

Les données biochimiques actuelles (Sibley et Ahlquist 1972) suggèrent que *Phaethon* et *Fregata* seraient les genres les plus aberrants des Péléciformes. Toutefois, les éléments présentés ne sont pas décisifs. Remarquons cependant que les Mallophages des Phaëtons et des Frégates sont très semblables à ceux des Procellariiformes et des Charadriiformes, notamment des Laridae (Timmermann 1965). Considérés de manière unitaire, les Péléciformes présentent des éléments d'affinités avec les Ciconiiformes notamment, aussi avec les Procellariiformes, les Falconiformes, les Anseriformes, les Gruiformes, les Gaviiformes et même les Sphénisciformes. De travaux ostéologiques, Pycraft (1898) infère l'uniformité des Stéganopodes et considère qu'ils représentent la souche d'où sont issus les Sphenisci, Colymbi et Tubinaires d'une part, les Ciconiae, Accipitres et Anseres d'autre part. L'analyse de la structure des plumes conduit Chandler (1916) à définir trois groupes : a) *Phalacrocorax*, *Fregata*, *Sula* et *Pelecanus* qu'il rapproche des Procellariiformes et Ciconiiformes, b) *Anhinga* dont la structure des plumes est fort semblable à celle des Cathartidae, et c) *Phaethon* qu'il considère comme un Lari aberrant.

## CICONIIFORMES

Deux grands groupes sont unanimement reconnus : les Hérons, Ardeae et les Cigognes et Ibis, Ciconiae. Le Bec-en-sabot *Balaeniceps* et l'Ombrette *Scopus* posent toujours un problème : sont-ils des hérons, des cigognes ou constituent-ils des sous-ordres particuliers ? Seuls quelques auteurs ont fait du *Balaeniceps* un héron, les autres ont considéré qu'il s'agissait soit d'une cigogne, cas de loin le plus fréquent, soit d'un sous-ordre particulier. L'étude ostéologique effectuée par Cottam (1957) suggérerait d'en faire une famille monotypique dans les Péléciformes, peut-être proche des Pelecanidae. L'Ombrette se voit généralement attribuer un rang subordinal mais en reconnaissant que, dans les Ciconiiformes, les Ciconiidae et *Balaeniceps* sont ses plus proches parents. Toutefois, Sibley et Ahlquist (1972), d'après les électrophorèses des protéines du blanc d'œuf, considèrent comme probable son appartenance aux Ciconiidae. En revanche, l'étude des Mallophages conduit Hopkins (1942) à proposer que *Scopus* dériverait des Charadriiformes.

Toujours au plan intraordinal, notons que les Trématodes des Ciconiidae seraient fort différents de ceux des Ardeidae et suggéreraient, pour les derniers, une parenté avec les Falconiformes (Szidat 1942). Au niveau des Ardeae, la position du Savacou *Cochlearius* a donné lieu à des discussions : certains lui ont attribué le rang de famille, d'autres le rapprochent des Bihoreaux *Nycticorax*. Les analyses biochimiques considèrent comme hautement probable cette dernière proposition à laquelle arrivent également Payne et Risley (1976) qui ont revu la systématique des Ardeidae qui n'avait pas été reconsidérée dans le détail depuis Boek (1956). Cette révision, qui s'appuie sur des analyses phénétiques et cladistiques des caractères ostéologiques, et qui tient aussi compte des données biologiques existantes, aboutit à des remaniements qui soulèveront certainement des controverses. Ainsi *Casmerodius* est rattaché au genre *Ardea*, *Hydranassa* et, surtout, *Ardeola* (= *Bubulcus*) *Ibis* sont placés dans *Egretta* tandis que *Butorides* est versé dans *Ardeola*. Quatre grands groupes sont mis en évidence : les Ardeinae (*Ardea*, *Egretta*, *Ardeola*...) ayant divergé précocement des Nycticoracinae (*Nycticorax* et *Cochleariini*), les Tigrisomatinae et les Botaurinae, ces deux sous-familles constituant vraisemblablement des rameaux de la branche menant aux Ardeinae. On remarquera aussi que *Zebritus* se trouve associé aux Botaurinae plutôt qu'aux Tigrisomatinae.

D'une manière générale, les Anseriformes principalement, les Péléciformes et aussi les Fal-

coniformes (particulièrement les Cathartidae) ont été proposés comme les plus proches parents des Ciconiiformes. Précisons que les données biochimiques actuelles étayent la parenté avec les Anseriformes, mais ni avec les Pélécaniformes ni avec les Falconiformes.

#### PHOENICOPTÉRIFORMES

La position systématique des Flamants a suscité maints débats. Ils ont été considérés par les anatomistes tantôt comme des Ciconiiformes, tantôt comme des Anseriformes et parfois même rapprochés des deux. Les études sérologiques de Mainardi (1962, 1963) ont conduit celui-ci à proposer une souche commune d'où part en premier la branche des Anseriformes, puis d'où se scindent les rameaux des Flamants et des Ciconiiformes. Les électrophorèses de protéines effectuées par Sibley et ses collaborateurs suggèrent de placer les Phoenicoptéri dans les Ciconiiformes et de rapprocher ces derniers des Anseriformes.

Il est instructif de souligner que l'étude des Mallophages (travaux d'Hopkins, de Clay et de Rotschild) appuie la parenté avec les Anseriformes. Par ailleurs, Baer (1957) a trouvé que les *Cestodes* des Flamants correspondent à ceux des Charadriiformes, suggestion quelque peu déroutante. Toutefois du matériel supplémentaire, en particulier des squelettes complets, du *Presbyornis* (*Presbyornithidae*) décrit de l'Éocène par Wetmore en 1926 comme un Charadriiforme proche des *Recurvirostridae*, montre qu'il s'agit en réalité d'un Phoenicoptériforme qui possède une combinaison de caractères de Charadriiformes, d'Anseriformes et de Flamants actuels (Feduccia 1978). De fait, Olson et Feduccia (1980a) viennent de développer une argumentation paléontologique, anatomique et éco-éthologique qui amène à ne considérer les Flamants que comme une famille des Charadriiformes, près des *Recurvirostridae*.

#### ANSÉRIFORMES

Des parentés avec les Phoenicoptériformes et les Ciconiiformes ont été soulignées, d'autres ont été avancées avec les Galliformes. Il reste toutefois à déterminer le degré de ces parentés. Olson et Feduccia (1980b) viennent de publier une étude qui tend à discréditer les propositions antérieures d'affinités avec les Galliformes. Leur conclusion est de maintenir aux Anseriformes leur statut ordinal mais de les rapprocher des Charadriiformes, desquels ils seraient issus. N'oublions pas qu'au Miocène quelques tribus et de nombreux genres d'Anseriformes actuels existaient déjà et que Howard (1964) estime qu'une dizaine d'espèces ne peuvent, au Pliocène, être distinguées des actuelles. Il n'est donc pas étonnant que les relations phylétiques intraordinales prêtent toujours à discussion. Ainsi les *Kamichis* (*Anhimidae*) constituent-ils un ordre particulier ou seulement un sous-ordre des Anseriformes. Les avis demeurent partagés. De même, les places attribuées à certains genres sont encore sujettes à controverses : ainsi *Anseranas* est tantôt considéré comme membre d'une famille ou d'une sous-famille ou d'une tribu particulière ou encore comme un Anserini ou comme un Cairini. On pourrait également évoquer les genres *Cereopsis*, *Stictonetta*, *Tachyeres*, *Calonetta*, *Merganetta* ou *Rhodonessa* (cf. Johnsgard 1961, Peters 1976 et Brush 1976).

#### FALCONIFORMES

S'il est unanimement admis que les vautours américains constituent un sous-ordre particulier (*Cathartae*), en revanche les avis divergent en ce qui concerne les autres rapaces : certains les regroupent en un seul sous-ordre (*Falcones*), tandis que d'autres séparent les *Accipitres* des *Falcones*.

Les parentés des rapaces diurnes avec les autres ordres aviens demeurent fort imprécises. Ils ont été rapprochés des Ciconiiformes par les *Cathartae*, des *Strigiformes* par les *Falcones*, des *Gruiformes* par *Sagittarius*. D'autres relations ont été supputées entre *Cathartae* et Pélécaniformes, *Procellariiformes* et même les *Anhimidae*, *Cracidae* et *Tinamidae*.

## GALLIFORMES

Longtemps l'Hoazin (*Opisthocomus*) a été placé dans un sous-ordre particulier des Galliformes. Cependant, certains l'ont rapproché des Touracos (Musophagidae, Cuculiformes), voire même des Pigeons ou des Râles. La biochimie montre qu'il s'agit d'un Cuculiforme et suggère de le placer avec les *Guira* et *Crotophaga* dans les Crotophaginae, Cuculidae (Sibley et Ahlquist 1973). Si les électrophorèses présentées permettent bien d'inférer l'appartenance aux Cuculiformes, il ne nous semble cependant pas devoir éliminer complètement l'affiliation avec les Musophagidae, dont seul le genre *Crinifer* a été pris en considération, et dont l'image électrophorétique est fort semblable à celle d'*Opisthocomus*.

Les Galliformes ont été rapprochés des Tinamidae, des Anseriformes, des Columbiformes, des Gruiformes (Turnicidae) et des Charadriiformes (Thinocoridae). Les relations des diverses familles et sous-familles de cet ordre entre elles sont encore loin d'être déterminées de manière satisfaisante.

## GRUIFORMES (= RALLIFORMES)

L'unanimité est bien loin d'être faite quant aux parentés intraordinales et aux affinités avec les autres ordres. Les Mesitornithidae ont été considérés comme des Oscines, des Galliformes ou des Rallidae. Les Turnices ont été apparentés aux Rallidae, aux Pteroclididae et aux Galliformes. Le sous-ordre Grues (Gruidae, Aramidae, Psophiidae et Rallidae) est généralement admis. Des parentés ont été supputées avec les Ciconiiformes, les Charadriiformes, les Galliformes et, pour les Râles, avec les Tinamidae et les Apterygidae. Selon Jacob *et al.* (1979), la composition chimique des sécrétions des glandes uropygiennes des Grues et des Râles suggère des affinités avec les Charadriiformes, mais pas avec les Galliformes. Les Heliornithidae sont généralement rapprochés des Rallidae mais des affinités avec les Podicipédiformes ont été proposées. Le Kagou (Rhynochetidae) et les Caurales (Eurypygidae) ont été rapprochés des Ciconiiformes. Les Cariamias (Cariamiidae) ont aussi été considérés comme apparentés aux Ciconiiformes ainsi qu'aux Falconiformes (notamment à *Sagittarius*). Les Outardes (Otididae) furent rapprochées des Ratites et des Burhinidae.

## CHARADRIIFORMES

Les Jacanidae et Rostratulidae ont souvent été tenus pour étroitement apparentés, mais les premiers ont été aussi rapprochés des Rallidae, des Eurypygidae et des Rhynochetidae, les seconds des Scolopacidae. Que les Charadrioidae (= Limicolae de certains auteurs) constituent une unité paraît bien admis, toutefois certaines analyses biochimiques suggèrent que Scolopacidae et Charadriidae seraient peut-être plus éloignés qu'on ne l'accepte. Les Burhinidae ont souvent été rapprochés des Otididae. On ne sait toujours pas si les Dromadidae et Glareolidae sont réellement plus proches des Charadrii que des Lari. Des liens de parentés ont été attribués aux Thinocoridae avec les Pteroclididae, les Turnicidae et les Galliformes. Le sous-ordre des Lari ne paraît plus discuté et les Procellariiformes ont souvent été proposés comme proches parents en dehors des autres Charadriiformes. Toutefois l'accord n'est pas fait quant à la position de *Rhynchops* par rapport aux Larinae et Sterninae. Il est maintenant reconnu que les Alcidae sont des Charadriiformes bien qu'ils aient été rapprochés (par convergence) des Gaviiformes, Podicipédiformes, Sphénisciformes et Procellariiformes.

La récente analyse de Strauch (1976) distingue trois lignées évolutives : les Alcidae et deux autres branches séparées. L'une d'elles se ramifie successivement avec les Jacanidae, les Thinocoridae, les Rostratulidae, les Phalaropodidae puis les Scolopacidae. La seconde se scinde d'abord vers les Laridae, Stercorariidae et Rhynchopidae, puis successivement vers les Burhinidae, les Glareolidae, les Chionidae, les Charadriidae, les Haematopodidae et les Recurvirostridae.

## COLUMBIFORMES

La position systématique des Gangas (Pteroclididae) a suscité de vives controverses. S'ils ont souvent été rapprochés des Pigeons, des parentés ont également été avancées avec les Galliformes et les Charadriiformes. De fait, Maclean (1967, 1968, 1969), s'appuyant sur la biologie, le comportement et les électrophorèses des ovalbumines, suggère que les Gangas seraient des Charadriiformes, où ils s'inscriraient au rang de sous-ordre près des Charadrii. Les anatomistes Stegmann (1968, 1969) et Olson (1970) tiennent pour hautement improbable que les très nombreux caractères columbiformes des Pteroclididae ne soient dus qu'à des convergences. Les Mallophages (Timmermann 1969) n'appuient pas l'appartenance aux Charadriiformes mais n'indiquent pas non plus une proche parenté entre Gangas et Pigeons.

Les Columbidae seraient apparentés, de loin, aux Psittaciformes. Dans sa monographie, Goodwin (1967) a proposé les six groupements suivants qui mériteraient d'être vérifiés :

- a) *Columba*, *Streptopelia*, *Aplopelia*.
- b) *Macropygia*, *Reinwardtoena*, *Turacoena*.
- c) *Turtur*, *Oena*, *Chalcophaps*, *Henicophaps*, *Phaps*, *Ocyphaps*, *Petrophassa*, *Leucosarcia*, *Geopelia*.
- d) *Zenaidra*, *Columbina*, *Claravis*, *Metriopelia*, *Scardafella*, *Uropelia*, *Leptotula*, *Geotrygon*, *Staroenas*.
- e) *Caloenas*, *Gallicolumba*, *Trugon*, *Microgoura*, *Otidiphaps*, *Goura*, *Didunculus*.
- f) *Phapitreron*, *Treron*, *Ptilinopus*, *Drepanoptila*, *Alectroenas*, *Ducula*, *Hemiphaga*, *Lopholaimus*, *Cryptophaps*, *Gymnophaps*.

En outre, pour des raisons d'interprétation biogéographique (Cracraft 1973), il importe de définir les relations phylogénétiques entre les genres paléarctiques et néarctiques.

## PSITTACIFORMES

Pour beaucoup, notamment après les travaux de Gadow (1892), les plus proches parents des Perroquets sont les Cuculidae. D'autres ordres ont également été proposés : les Piciformes, les Columbiformes, les Falconiformes, les Strigiformes et les Coraciiformes. Notons cependant que l'accord paraît assez général d'attribuer les similitudes entre Perroquets et Rapaces à des convergences. Les degrés de parenté intraordinaire demeurent spéculatifs. Si jusqu'ici la plupart des systématiciens ne reconnaissent qu'une seule famille, les Psittacidae, Forshaw (1973) dans sa monographie en propose trois : Loriidae, Cacatuidae (Cacatuinae et Nymphicinae) et Psittacidae (Nestorinae, Micropsittinae, Psittacinae et Strigophinae). Plus récemment, Smith (1975) regroupe en une seule famille les Platycercinae (Platycercini, Cacatuini, Nestorini, Strigopini), Loriinae (Loriini, Psittichasini, Psittaculini, Micropsittini, Psittaculirostrini), Arinae (Arini) et Psittacinae (Psittacini).

## CUCULIFORMES

Le problème de l'Hoazin *Opisthocomus* a été évoqué plus haut. Les Musophagidae ont parfois été érigés en ordre particulier, parfois rapprochés des Galliformes mais le consensus actuel en fait un sous-ordre des Cuculiformes. Les Coucous (Cuculi) paraissent constituer un groupe isolé dont les plus proches parents en dehors des Musophagi paraissent être les Psittaciformes, quelques Piciformes et Coraciiformes.

## STRIGIFORMES

La parenté des rapaces nocturnes demeure mal définie. Un certain nombre d'anatomistes et de biochimistes font des Caprimulgiformes les plus proches parents des Strigiformes. Des affinités ont toutefois également été supputées avec les Falconiformes (par l'anatomie et également les Mallophages). Les Cuculiformes, Psittaciformes et quelques Coraciiformes (Coraciidae, Leptosomatidae) ont aussi été suggérés comme présentant des liens de parenté avec eux.

## CAPRIMULGIFORMES

Un consensus fait des Strigiformes leurs plus proches parents. Les Apodiformes ont également été proposés ainsi que les Trogoniformes, Coraciiformes, Cuculiformes, Piciformes et même des Passériformes. Les électrophorèses d'ovalbumines confirment le consensus, mais en revanche suggèrent que les Podargidae et Aegotheidae, bien que Caprimulgiformes, constitueraient un groupe distinct des autres.

## APODIFORMES

La controverse au sujet de la parenté entre Martinets (Apodi) et Oiseaux-Mouches (Trochili) dure toujours. Des rapprochements ont été faits entre Martinets et Caprimulgiformes, Coliiformes et Trogoniformes. De même, les Piciformes et Passériformes ont été évoqués à propos des Trochilidae. Rien n'est bien établi.

## COLIFORMES

Le consensus actuel est d'attribuer un rang ordinal aux Coliours. Leurs affinités demeurent indéfinies. Des parentés ont été suggérées avec les Psittaciformes, Cuculiformes, Coraciiformes, Apodiformes, Piciformes et Trogoniformes.

## TROGONIFORMES

Là encore, le statut ordinal est accordé unanimement mais la question des proches parents des Trogons demeure posée. Toutes les réponses proposées restent dans le domaine de la spéculation.

## CORACIIFORMES

Si les systématiciens ont essentiellement suivi les anatomistes Fürhringer (1888) et Gadow (1892, 1893), une tendance se fait jour actuellement à reconsidérer les composants de cet ordre. Ainsi les rapprochements Alcedinidae — Todidae — Momotidae — Meropidae sont généralement admis. Les Alcedinidae ont cependant été parfois placés près des Galbulidae (Piciformes). Les relations phylétiques entre les Coracii, Bucerotes et les autres Coraciiformes demeurent bien floues. Pour les relations phylétiques intrafamiliales chez les Meropidae et les Alcedinidae, nous renvoyons aux travaux de Fry (1969, 1980 a et b).



## PICIFORMES

Ici encore, si l'accord est unanime à réunir dans le même ordre les Barbus (Capitonidae), les Toucans (Rhamphastidae) et les Pics (Picidae), les avis sont plus partagés et plus hésitants en ce qui concerne les Indicatoridae, les Galbulidae et les Bucconidae. Il se pourrait en effet que les Indicateurs soient en réalité proches des Cuculidae et que les deux autres ne soient pas des Piciformes mais étroitement apparentés aux Alcedinidae. La spéciation chez les Rhamphastidae et les Galbulidae a été étudiée par Haffer (1974).

## PASSÉRIFORMES

S'il est possible de spéculer sur les affinités des non-passereaux entre eux, il en va autrement avec les Passereaux (cf. les révisions de Sibley 1970 et de Ames 1971, voir aussi Beacher 1953, Mayr 1955, Mayr et Greenway 1956, Amadon 1957, Delacour et Vaurie 1957). Dans cet ordre, l'unanimité n'est pas encore faite sur les limites des familles et sur leur agencement intraordinal. À l'intérieur des familles, de nombreux problèmes de relations génériques se posent encore. Il est d'ailleurs symptomatique qu'une longue série de *genera incertae sedis* existe chez les Passériformes. Nous en donnons ci-dessous la liste :

- *Malia*, *Myzornis*, *Horizorhinus*, *Ozylabes*, *Mystacornis* (Timaliinae ?)
- *Lamprocolia* (Malurinae ?)
- *Turnagra* (Pachycephalinae ?)
- *Hypocryptadius* (Zosteropidae ?)
- *Peucedramus*, *Xenoligea*, *Granatellus* (Parulidae ?)
- *Pholidornis* (Estrildidae ?)
- *Nephelornis*, *Xenodacnis*, *Oreomanes*, *Diglossa*, *Eueornis*, *Orchesticus*, *Schistochlamys*, *Neothraupis*, *Cypsnagra*, *Conothraupis*, *Lamprospiza*, *Cissopis*, *Chlorornis*, *Compsothraupis*, *Sericossypha* (Thraupinae ?)
- *Charitospiza*, *Coryphasiza*, *Saltatricula*, *Gubernatrix*, *Coryphospingus*, *Rhodospingus*, *Paroaria* (Emberizinae ?)

Les références bibliographiques n'ont pas été imprimées pour raison d'économie. Elles sont disponibles au laboratoire de Zoologie (Vers), où elles sont enregistrées sous le numéro : Z 2607.

V. — DOCUMENTS ET PROBLÈMES CONCERNANT LA BIOGÉOGRAPHIE,  
LA PHYLOGÉNÈSE ET LA SYSTÉMATIQUE DES SAURIENS  
(REPTILES SQUAMATES)

PAR

S. RENOUS

IMPORTANCE DE L'ASPECT HISTORIQUE DE LA BIOGÉOGRAPHIE

La répartition géographique est un état spatial instantané dans la distribution temporelle d'une espèce ou d'un groupement animal plus important. Cette étape est évidemment conditionnée par le jeu de nombreux facteurs internes ou externes au vivant. Parmi ceux-ci, l'influence du patrimoine